植 物 分 类 学 报 38 (2):121 ~ 136 (2000)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国猕猴桃属植物叶表皮毛微形态特征及数量分类分析*

[1]何子灿 [1]钟 扬 [1]刘洪涛 [1]唐先华 [2]叶 力** [1]黄德世 [1]徐立铭
[1](中国科学院武汉植物研究所 武汉 430074)
[2](华中农业大学研究生院 武汉 430070)

Quantitative taxonomic analyses of *Actinidia* (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes

[1] HE Zi-Can [1] ZHONG Yang [1] LIU Hong-Tao [1] TANG Xian-Hua
[2] YE Li [1] HUANG De-Shi [1] XU Li-Ming
[1](*Wuhan Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Wuhan 430074)
[1](*The Graduate School, Huazhong Agriculture University*, Wuhan 430070)

Abstract There are various arguments on classification of the genus *Actinidia* Lindl., a genus with approximately 63 species, 59 of which have been found in China. The paper investigated the characteristics of foliar trichomes of 35 taxa from China under optical microscope, including size, celluar structure, distribution and density. According to their micromorphological characteristics, foliar trichomes can be classified into the following six categories: 1) single-cell hairs; 2) uniseriate hairs, including linear, bulbous, twisted, straight-walled, and bent-walled hairs; 3) multiseriate hairs, including twisted, straight-walled and gradually sharpening, straight-walled and suddenly sharpening, bent-walled and gradually sharpening, and suddenly sharpening hairs; 4) multiseriate thick hairs, including pillar hairs, gradually sharpening thick hairs, and suddenly sharpening thick hairs; 5) stellate hairs, including parenchyma-stellate and sclerenchyma-stellate (normal state and special states such as rosulate, peltate-stellate, and overlopping-stellate) hairs ; and 6) dichotomous hairs. On the basis of the micromorphological characteristics of foliar trichomes in *Actinidia*, with *Clematoclethra lasioclada* as an outgroup, both the quantitative cladistic analysis and phenetic analysis were performed using Wagner method and UPGMA clustering method respectively to reconstruct the phylogeny of *Actinidia* in China. The phylogenetic tree generated by cladistic analysis suggests that the sect. *Leiocarpae* be a monophyletic group, but other three sections, i.e., sect. *Maculatae*, sect. *Strigosae* and sect. *Stellatae*, be non-monophyletic groups. The results obtained from the phenetic analysis reflect relationships among the taxa of *Actinidia* in China, especially a close relationship between *A. chinensis* and *A. deliciosa*, and a relatively remote relationship between *A. callosa* var. *henryi* and *A. callosa* var. *discolor*. In conclusion, the micromorphological characters of foliar trichomes and the methods of quantitative taxonomic analysis are of key importance to studies on phylogenetic and phenetic relationships of *Actinidia*.

Key words *Actinidia*; Foliar trichome; Micromorphogical character; Cladistic analysis; Phenetic

---

* 中国科学院生物区系分类特别支持费、中国科学院资源与生态环境研究重点项目及湖北省自然科学基金资助项目。
** 现在工作单位:红桃 K 集团武汉分公司
1999-01-25 收稿,1999-05-31 收修改稿。

analysis
摘要 选取国产猕猴桃35个分类群的代表植株,应用光学显微镜对其新鲜叶表皮毛的微形态特征、形体大小、细胞结构、分布和密度等多态性状和数量性状进行了观察和测量。该属植物的叶表皮毛微形态特征可归纳为6个类型:1) 单细胞毛;2) 单列多细胞毛,包括线形单列毛、泡状单列毛、扭曲毛、直壁单列毛、曲壁单列毛;3) 多列渐尖毛和急尖毛,包括多列曲壁渐尖毛和急尖毛、多列直壁渐尖毛和急尖毛;4) 多列粗毛,包括柱状毛、多列渐尖粗毛、多列急尖粗毛;5) 星状毛,包括薄壁星状毛、厚壁星状毛(分正常状况和莲座毛、盾形星状毛、叠生星状毛等特殊状况);6) 二歧分枝毛。在此基础上,建立了数据矩阵,并选择猕猴桃科藤山柳 *Clematoclethra lasioclada* 作为外类群,应用Wagner法和UPGMA聚类法对中国猕猴桃属植物进行了分支分析和表征分析。分支分析结果表明:梁畴芬在1984年发表的分类系统中的净果组为单系类群,而其它3个组(斑果组、糙毛组和星毛组)均不构成单系类群。表征分析反映了猕猴桃属分类群间的表征亲缘关系,特别是反映了中华猕猴桃与美味猕猴桃两个物种间关系较近,而与硬齿猕猴桃两个变种间的关系较远。叶表皮毛微形态特征及数量分类分析方法对研究猕猴桃属植物的系统发育关系和亲缘关系具有重要的意义。
关键词 猕猴桃属;叶表皮毛;微形态特征;分支分析;表征分析

猕猴桃属 *Actinidia* 植物分布于亚洲东部和南部亚热带与温带地区。1911年,Dunn确认该属全世界有24种,可分为净果组和斑果组。李惠林认为该属为36个种和一些变种(Li 1952)。梁畴芬(1983,1982a,1982b,1980,1975)发表了若干新的分类群,并重新整理该属为53种和一些变种(梁畴芬等 1984)。随着新分类群的不断发现,目前一般认为该属约有63种,其中59种原产于我国(崔致学 1993)。该属植物以染色体基数为29、花雌雄异株、雌蕊和雄蕊以及种子多数等性状区别于其他近缘植物,是一个自然类群。由于该属中普遍存在自发的种间杂交和种内多倍化现象,使得杂交种具有一系列形态和倍性上的过渡类型,加之某些物种在发表时缺乏部分必要的形态特征描述,因而不同学者对该属植物种的界定、组的划分及其系统发育关系存在不同的看法。

植物叶表皮毛微形态特征在分类学研究中发挥着重要的作用(方炎明等 1993,梁红平等 1990,马义伦 1987,Hardin 1979,安争夕 1975)。猕猴桃属现有分类系统中(梁畴芬等,1984)的4个组(净果组、斑果组、糙毛组和星毛组)的划分则以其表皮毛的宏观形态学特征为主要依据的(崔致学 1993,梁畴芬等 1984)。例如,净果组和斑果组是以叶表皮无毛或具少量糙状毛和髯毛划分的,而糙毛组具硬毛、糙毛或刺毛。然而,人们对该属植物叶表皮毛形态特征的认识却十分有限,尤其缺乏严格的划分标准,因此,深入观察猕猴桃属叶表皮毛微形态特征,并据此探讨该属植物的系统发育关系及其性状进化是十分必要的。

本文选取我国猕猴桃属植物35个分类群(包括种、变种和多倍体)的代表植株,利用光镜对其新鲜叶表皮毛的微形态、细胞结构、分布密度和存留特征等性状进行了观察和测量。在此基础上,建立观测数据矩阵,应用Wagner法和UPGMA聚类法分别进行分支分析和表征分析,以期对研究猕猴桃属的系统发育关系、叶表皮毛微形态特征的进化以及部分种的系统位置提供新的佐证。

1 材料和方法

1.1 实验材料及观察方法

实验材料均采自中国科学院武汉植物研究所猕猴桃组种质资源圃。各分类群的名称和缩写详见表1,其中,32个种和变种原产于我国,1种(山梨猕猴桃)引自日本。此外,选取中华猕猴桃种内多倍体系列中的二倍体和四倍体植株,以及美味猕猴桃六倍体及其十二倍体原生质体植株进行观察、比较。

对上述各分类群的幼叶(未定型叶片)、成熟叶(大小和形态发育基本定型的叶片)和

表1　研究中所用中国猕猴桃属分类群及外类群名称和缩写

Table 1　Taxa of *Actinidia* in China and the outgroup used in this study

中名 Chinese name	学名 Scientific name	缩写 Abbreviation	备注 Note
1.对萼猕猴桃	*A. valvata*	VA	
2.大籽猕猴桃	*A. macrosperma* var. *macrosperma*	MAA	
3.梅叶猕猴桃	*A. macrosperma* var. *mumoides*	MAU	
4.黑蕊猕猴桃	*A. melanandra*	ME	
5.京梨猕猴桃	*A. callosa* var. *henryi*	CAH	
6.异色猕猴桃	*A. callosa* var. *discolor*	CAD	
7.软枣猕猴桃	*A. arguta*	AR	
8.葛枣猕猴桃	*A. polygama*	PO	
9.网脉猕猴桃	*A. cylindrica* var. *reticulata*	CYR	
10.山梨猕猴桃	*A. rufa*	RU	引自日本 introduced from Japan
11.阔叶猕猴桃	*A. latifolia*	LA	
12.漓江猕猴桃	*A. lijiangensis*	LI	
13.繁花猕猴桃	*A. persicina*	PE	
14.毛花猕猴桃	*A. eriantha* var. *eriantha*	ERE	
15.秃果毛花猕猴桃	*A. eriantha* var. *calvescens*	ERC	
16.耳叶猕猴桃	*A. glaucophylla* var. *asymmetrica*	GLA	
17.大花猕猴桃	*A. grandiflora*	GR	
18.中越猕猴桃	*A. indochinensis*	IN	
19.狗枣猕猴桃	*A. kolomikta*	KO	
20.黄毛猕猴桃	*A. fulvicoma*	FU	
21.湖北猕猴桃	*A. hubeiensis*	HU	
22.中华猕猴桃(2X)	*A. chinensis*	CH2	2n = 58
23.中华猕猴桃(4X)	*A. chinensis*	CH4	4n = 116
24.粉毛猕猴桃	*A. farinosa*	FA	
25.革叶猕猴桃	*A. rubricaulis*	RB	
26.金花猕猴桃	*A. chrysantha*	CR	
27.密花猕猴桃	*A. rufotricha* var. *glomerata*	RGL	
28.美味猕猴桃(6X)	*A. deliciosa* var. *deliciosa*	DED6	6n = 174
29.美味猕猴桃(12X)	*A. deliciosa* var. *deliciosa*	DED12	12n = 348
30.绿果猕猴桃	*A. deliciosa* var. *chlorocarpa*	DEC	
31.美丽猕猴桃	*A. melliana*	ML	
32.清风藤猕猴桃	*A. sabiaefolia*	SA	
33.安息香猕猴桃	*A. styracifolia*	ST	
34.长叶猕猴桃	*A. hemsleyana*	HE	
35.浙江猕猴桃	*A. zhejiangensis*	ZH	
36.藤山柳	*C. lasioclada*	CL	外类群 the outgroup

老叶(定型后至少生长两个月以上的叶片)表皮毛,用 Olympus 显微镜观察、测量和拍照。每个分类群选取代表植株 2~3 株,不同发育时期叶片各选 5 枚,每枚至少观察 10 个视野。

1.2 分支分析方法

表2 用于分支分析的性状及性状状态编码
Table 2 Characters and character-state codings for cladistic analysis

性状 Character	性状类型* Type of characters	性状状态编码 Character-state coding
1.单细胞毛 single-cell hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
2.线形毛 linear hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
3.泡状毛 bulbous hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
4.扭曲毛 twisted hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
5.直壁毛 straight-walled hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
6.曲壁毛 bent-walled hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
7.束状毛 fasciate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
8.多列直壁渐尖毛 straight-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
9.多列直壁急尖毛 straight-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
10.多列曲壁渐尖毛 bent-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
11.多列曲壁急尖毛 bent-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
12.柱状粗毛 pillar thick hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
13.渐尖粗毛 gradually sharpening thick hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
14.急尖粗毛 suddenly sharpening thick hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
15.薄壁星状毛 parenchyma-stellate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
16.厚壁星状毛 sclerenchyma-stellate hairs	多 M	无 0,常态 1,叠生状 2,盾状 3 absent 0, normal 1, overlopping 2, peltate 3
17.二歧分枝毛 dichotomous hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
18.上下表皮毛类型 hair types on adaxial and abaxial sides of mature leaves	二 T	一致 0,不一致 1 same 0, different 1
19.幼叶与成熟叶表皮毛类型 hair types on immature and mature leaves	二 T	一致 0,不一致 1 same 0, different 1

* "二"为二态性状;"多"为无序多态性状
"T" refers to as two-states characters; "M" refers to as multistates characters

表3 用于表征分析的性状及性状状态编码
Table 3 Characters and character-state codings for phenetic analysis

性状* Character	性状类型** Type of characters	性状状态编码 Character-state coding
1.单细胞毛 single-cell hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
2.线形毛细胞数 number of cells in linear hairs	数 Q	0 ~ 7
3.线形毛长度 length of linear hairs	数 Q	0 ~ 2.9
4.泡状毛细胞数 number of cells in bulbous hairs	数 Q	0 ~ 8
5.泡状毛长度 length of bulbous hairs	数 Q	0 ~ 1.3
6.泡状毛顶细胞帽状程度 cap-like degree of top cell in bulbous hairs	多 M	无 0,低 1,中 2,高 3 absent 0, low 1, medium 2, high 3
7.扭曲毛 twisted hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
8.单列直壁毛细胞数 number of cells in straight-walled uniseriate hairs	数 Q	0 ~ 8
9.单列直壁毛长度 length of straight-walled uniseriate hairs	数 Q	0 ~ 3.1
10.单列曲壁毛细胞数 number of cells in bent-walled uniseriate hairs	数 Q	0 ~ 12
11.单列曲壁毛长度 length of bent-walled uniseriate hairs	数 Q	0 ~ 10.1
12.单列毛分布部位 place of uniseriate hairs	多 M	无 0,脉腋 1,脉 2,脉和表皮 3 absent 0, basal of vein 1, vein 2, vein and surface 3
13.束状毛枝数 number of branches in fasciate hairs	数 Q	0 ~ 30
14.束状毛及毛柄 fasciate hairs and stalk	多 M	无束状毛 0,束状毛无毛柄 1,束状毛有毛柄 2 absent 0, present, without petiolate 1, present, with petiolate 2
15.多列直壁渐尖毛 straight-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
16.多列直壁渐尖毛长度 length of straight-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	数 Q	0 ~ 2
17.多列曲壁渐尖毛细胞列数 number of cells in bent-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	数 Q	0 ~ 20
18.多列曲壁渐尖毛长度 length of bent-walled and gradually sharpening multiseriate hairs	数 Q	0 ~ 18.3
19.多列直壁急尖毛 straight-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
20.多列曲壁急尖毛 bent-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1

Cont.

性状* Character	性状类型** Type of characters	性状状态编码 Character-state coding
21.多列曲壁急尖毛长度 length of bent-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs	数 Q	0 ~ 4.3
22.多列渐尖毛能否束生 gradually sharpening multiseriate hairs fasciate or not	多 M	无多列渐尖毛 0,不能束生 1,能束生 2 absent 0, present and non-fasciate 1, present and fasciate 2
23.多列渐尖毛有无分叉 gradually sharpening multiseriate hairs branching or not	多 M	无多列渐尖毛 0,无分叉 1,有分叉 2 absent 0, present and non-branching 1, present and branching 2
24.柱状毛长度 length of pillar hairs	数 Q	0 ~ 4.2
25.柱状毛分布 place of pillar hairs	多 M	无 0,腹面 1,背面 2,腹面和背面 3 absent 0, adaxial 1, abaxial 2, both adaxial and abaxial 3
26.柱状毛的脉上分布 place of pillar hairs in veins	多 M	无 0,主脉 1,主脉和支脉 2 absent 0, main vein 1, main and branch veins 2
27.渐尖粗毛长度 length of gradually sharpening thick hairs	数 Q	0 ~ 13.2
28.急尖粗毛 suddenly sharpening thick hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
29.粗毛密度 density of thick hairs	多 M	无 0,偶见 1,稀较 2,稀 3,较密 4 absent 0, occasional 1, rare 2, relatively rare 3, relatively dense 4
30.薄壁星状毛 parenchyma-stellate hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
31.厚壁星状毛柄长 length of stalk of sclerenchyma-stellate hairs	数 Q	0 ~ 3.2
32.厚壁星状毛的分枝毛 branching sclerenchyma-stellate hairs	多 M	无 0,单细胞 1,单细胞或 2 细胞 2 absent 0, single-cell 1, single- or two-cell 2
33.厚壁星状毛的分枝数 number of branches in sclerenchyma-stellate hairs	数 Q	0 ~ 30
34.厚壁星状毛轴心对称性 symmetry of sclerenchyma-stellate hairs	多 M	无 0,对称 1,不对称 2 absent 0, symmetric 1, asymmetric 2
35.厚壁星状毛分枝毛长度 length of branching sclerenchyma-stellate hairs	数 Q	0 ~ 2.6
36.厚壁星状毛轴心直径 diameter of sclerenchyma-stellate hairs	数 Q	0 ~ 0.6
37.二歧分枝毛 dichotomous hairs	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
38.毛被层次 layers of trichomes	二 T	单层 0,多层 1 single 0, multiple 1
39.老叶腹面毛 hairs on adaxial side of mature leaves	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1
40.老叶背面毛 hairs on abaxial side of mature leaves	二 T	无 0,有 1 absent 0, present 1

Cont.

性状* Character	性状类型** Type of characters	性状状态编码 Character-state coding
41. 上下表皮毛类型 hair types on adaxial and abaxial sides of mature leaves	二 T	一致 0,不一致 1 same 0, different 1
42. 幼叶与成熟叶表皮毛类型 hair types on immature and mature leaves	二 T	一致 0,不一致 1 same 0, different 1
43. 成熟叶背面表皮毛密度 hair types on abaxial side of mature leaves	多 M	无 0,偶见 1,稀 2,稍稀 3,稍密 4,密 5 absent 0, occasional 1, rare 2, relatively rare 3, relatively dense 4, dense 5

* 所有长度均为放大 40 倍的相对值
Lengths are represented with 40 times relative values
** "二"为二态性状;"多"为多态性状;"数"为数量性状
"T" refers to as two-states characters; "M" refers to as multistates characters; "Q" refers to as quantitative characters

广义猕猴桃科包括猕猴桃属、藤山柳属 *Clematoclethra*、水东哥属 *Saurauia* 和毒药树属 *Sladenia* 共 4 属(Gilg *et al*. 1925)。狭义的猕猴桃科仅包括猕猴桃属、藤山柳属和水东哥属(Dahlgren 1983, Cronquist 1981)。Takhtajan(1969)和 Hutchinson(1969)则明确将水东哥属从猕猴桃科中分出,独立为水东哥科 Saurauiaceae。张芝玉(1987)根据孢粉学研究结果并结合 3 个属的外部形态、花部结构、染色体数目以及分布区方面的比较分析,支持将水东哥属独立为科的观点。因而,我们在本项研究中选取猕猴桃属的 29 个种(部分种用一个变种代表)为分类运算单位(OTU),藤山柳 *Clematoclethra lasioclada* 作为猕猴桃属分支分析的外类群;运用外类群比较法,对 19 个叶表皮毛的微形态性状进行了极性化,即区分祖征和衍征。各性状及其状态编码见表 2,原始数据矩阵见附录。

应用 PHYLIP 3.572c 软件包(Felsenstein 1997)中的 FACTOR 程序,将原始数据矩阵转换为二元数据矩阵(见附录);应用 MIX 程序(Wagner 法)对二元数据矩阵构建最简约树(most parsimonious tree, MPT)(Farris 1971);应用 CONSENSE 程序获得一个严格一致树(strict consensus tree)(钟扬等 1994, Sokal *et al*. 1981)。

1.3　表征分析方法

用于表征分析的 43 个性状及其性状状态编码见表 3,其中数量性状均取最大观测值。选取猕猴桃属的 35 个种、变种和多倍体作为分类运算单位,对应的数据矩阵见附录。

对原始数据矩阵进行正规化(normalization)处理后,采用平均欧氏距离系数和 UPGMA 法进行聚类分析(钟扬等 1990, Sneath & Sokal 1973);应用结合线法(钟扬 1990,徐克学等 1983),对树系图进行了进一步分划。全部计算采用自行编制的 C 语言程序,在中国科学院武汉植物研究所计算机室完成。

2　结果和分析

2.1　叶表皮毛类型

观察表明,猕猴桃属植物叶表皮毛按其形态和细胞结构可归为以下 6 大类型(其中 4 个类型还可进一步细分)。

类型Ⅰ　单细胞毛(single-cell hairs)。由单细胞组成,细长、壁厚、渐尖。仅见于星毛组的浙江猕猴桃叶下表皮(图版Ⅰ:1)。

类型Ⅱ 单列毛(uniseriate hairs)。由多细胞线形排列组成,或直或弯。可分为5类。

(a)线形毛。毛细,由3~7个细胞组成,毛先端圆,常见于净果组部分植株(图版Ⅰ:2)。

(b)泡状毛。由多个泡状细胞组成,基足细胞小,仅见于斑果组的山梨猕猴桃、金花猕猴桃和中越猕猴桃(图版Ⅰ:3~5)。

(c)扭曲毛。毛体扭转360°以上,多为单列,少二列,仅见于星毛组的粉毛猕猴桃和斑果组的网脉猕猴桃(图版Ⅰ:6)。

(d)直壁毛。相邻细胞壁直,顶端细胞长而渐尖,一般散生,见于部分斑果组和部分星毛组植物(图版Ⅰ:7~9)。其中若干物种的直壁毛可数枚至数十枚,因其基部细胞壁连合而形成束状毛(图版Ⅰ:10~12)。

(e)曲壁毛。与直壁毛的区别在于其部分或全部相邻细胞壁弯曲,常见于部分星毛组植株(图版Ⅰ:13~15)。其中图版Ⅰ:13显示出未成熟的曲壁毛成直壁状,说明曲壁毛可能由直壁毛发育而来。

类型Ⅲ 多列渐尖毛和急尖毛(gradually and suddenly sharpening multiseriate hairs)。基部细胞2列以上(最多可达20列以上,因物种而异),细胞列数由基部向顶端逐渐减少至单列,毛体渐尖,顶端细胞长而渐尖。可分为4类。

(a)多列直壁渐尖毛。细胞壁直,毛体渐成单列,常见于部分斑果组和部分星毛组植物(图版Ⅰ:16. 图版Ⅱ:1)。

(b)多列曲壁渐尖毛。细胞壁部分或全部弯曲,毛体渐成单列(图版Ⅱ:2~6)。其中图版Ⅱ:6显示美味猕猴桃(基部细胞20列以上)的渐尖毛发育过程。而多列曲壁渐尖毛分有二叉的现象仅见于美丽猕猴桃(图版Ⅱ:7)。

(c)多列直壁急尖毛。细胞壁直,毛体急剧收缩成单列,仅见于星毛组的黄毛猕猴桃。

(d)多列曲壁急尖毛。细胞壁部分或全部弯曲,毛体急剧收缩成单列(图版Ⅱ:8~9)。其中图版Ⅱ:8显示了美味猕猴桃多列曲壁急尖毛的发育过程。

类型Ⅳ 多列粗毛(multiseriate thick hairs)。基部细胞多列,顶端细胞2列以上称为粗毛。可分为3类。

(a)柱状毛。毛柱状,细胞壁直,排列紧密,常见于净果组和部分斑果组植物(图版Ⅱ:10~11)。

(b)渐尖粗毛。毛长而渐尖,仅见于星毛组的黄毛猕猴桃(图版Ⅱ:12)和糙毛组的美丽猕猴桃(图版Ⅱ:13)。

(c)急尖粗毛。毛基部10列以上,急剧收缩为2~3列,仅见于星毛组的粉毛猕猴桃上表皮。

类型Ⅴ 星状毛(stellate hairs)。所有分枝都出于同一平面,辐射状排列,分枝基部连合,大部分游离,部分有柄。可分为2类。

(a)薄壁星状毛。分枝毛长、由多个单列薄壁细胞聚集于一点,有细长柄、2~3细胞组成,易枯萎和脱落,仅见于星毛组的粉毛猕猴桃未成熟叶的下表皮(图版Ⅱ:16. 图版Ⅲ:1~2)。

(b)厚壁星状毛。一般由2个以上的单毛聚合而成,分枝毛少有2细胞(图版Ⅲ:8)。

分枝毛一般呈簇生状态(图版Ⅲ:3～12),其中部分有柄。星状毛特化成叠生状态的称为叠生星状毛(overlopping-stellate hairs),仅见于星毛组的大花猕猴桃(图版Ⅲ:4);分枝毛短,较宽,基部愈合少,无柄,形同莲花状,称为莲座(星状)毛(rosulate hairs),仅见于斑果组的异色猕猴桃(图版Ⅲ:5);中央愈合部分直径与分枝毛游离部分的长度几乎相等的,称为盾状星状毛(peltate-stellate hairs),仅见于斑果组的京梨猕猴桃(图版Ⅲ:6)。

类型Ⅵ 二歧分枝毛(dichotomous hairs)。在单列毛上出现分枝现象,偶见于斑果组的异色猕猴桃和星毛组的繁花猕猴桃(图版Ⅱ:13)。

2.2 分支分析结果

基于附录1中的数据矩阵及转换后的二元数据矩阵,应用简约性分析中的Wagner方法,获得最简约分支树(MPT)。这些MPT的一个严格一致树见图1。从图1中可以发现,猕猴桃属现有分类系统中的净果组sect. *Leiocarpae* 的6个分类群构成单系类群(monophyletic group),而其它3个组均构成单系类群。以斑果组sect. *Maculatae* 为例,本研究中的8个类群分布于分支树的几个分支上,构成了复系类群(polyphyletic group)。总之,基于叶表皮毛微形态特征的分支分析结果支持猕猴桃属现有分类系统中净果组的划分,但不支持斑果组、糙毛组和星毛组的划分。

2.3 表征分析结果

表征分析获得的树系图见图2。应用结合线法(L = 0.8982),将35个分类群划分为5大类(忽略单个分类群组成的类)。

第Ⅰ类,包含3个分类群(IN,CR,RU),全为斑果组中具泡状毛的成员。

第Ⅱ类,包含7个分类群(AR,ME,PO,MAA,KO, VA, MAU),全为净果组成员。

第Ⅲ类,包含10个分类群,为星毛组和斑毛组中具多列曲壁渐尖毛和厚壁星状毛的成员。可进一步分为3个小类。

(a)包含5个分类群(DED6,DED12,CH2,CH4,DEC),为中华猕猴桃和美味猕猴桃的变种及多倍体系列,其多列毛的列数均为10以上。然而,美味猕猴桃一变种(绿果猕猴桃)与中华猕猴桃多倍体的距离比与美味猕猴桃原变种的距离还要近。

(b)包含3个分类群(PE,GR,HU),其多列毛的列数为5～9,且星状毛具柄。

(c)包含2个分类群(LI,GLA),其毛的列数分别为1和4,星状毛具较长的柄。

第Ⅳ类,包含4个分类群(RGL,ST,ERE,ERC),全为星毛组中具曲壁毛和厚壁星状毛的成员,曲壁毛列数为1或4,星状毛无柄。

第Ⅴ类,包含2个分类群(LA,CAD),为星毛组和斑果组中具单列直壁毛的成员。

上述表征分析的结果反映若干叶表皮毛的微形态特征(如星状毛、柱状毛、泡状毛和多列渐尖毛的列数等)具有一定的规律性,可以考虑作为该属的分类依据。

3 讨 论

3.1 猕猴桃属叶表皮毛微形态特征及系统学意义

我们对中国猕猴桃属35个分类群和藤山柳(作为分支分析外类群)的叶表皮毛微形态特征进行了观测和比较,将大约17个特征划分为6个类型。其中,对单列毛、多列渐尖毛和多列急尖毛的定量观测表明,这些毛的基部细胞列数、相邻细胞壁的曲直程度以及毛

长度在该属内的组间乃至不同物种间具有较为明显的差异，列数较为稳定，长度变异幅度则较大。星状毛、多列直壁渐尖毛和多列曲壁急尖毛对研究猕猴桃属的系统发育关系最为重要。

需要说明的是，梁畴芬等(1984)系统中斑果组成员的毛类型极为复杂。普通单列毛(如直壁毛、曲壁毛)和特殊单列毛(泡状毛、扭曲毛)，以及普通星状毛和特殊星状毛(莲座毛，盾状毛)等都出现在该组的不同物种中。而且，这些物种间毛被组成差异也较大，如京梨猕猴桃同时具有5种类型：盾状星状毛、束状毛、柱状毛、单列直壁毛和多列直壁毛，上下表皮毛类型不一致；中越猕猴桃和金花猕猴桃仅有一种泡状毛，革叶猕猴桃仅有一种单

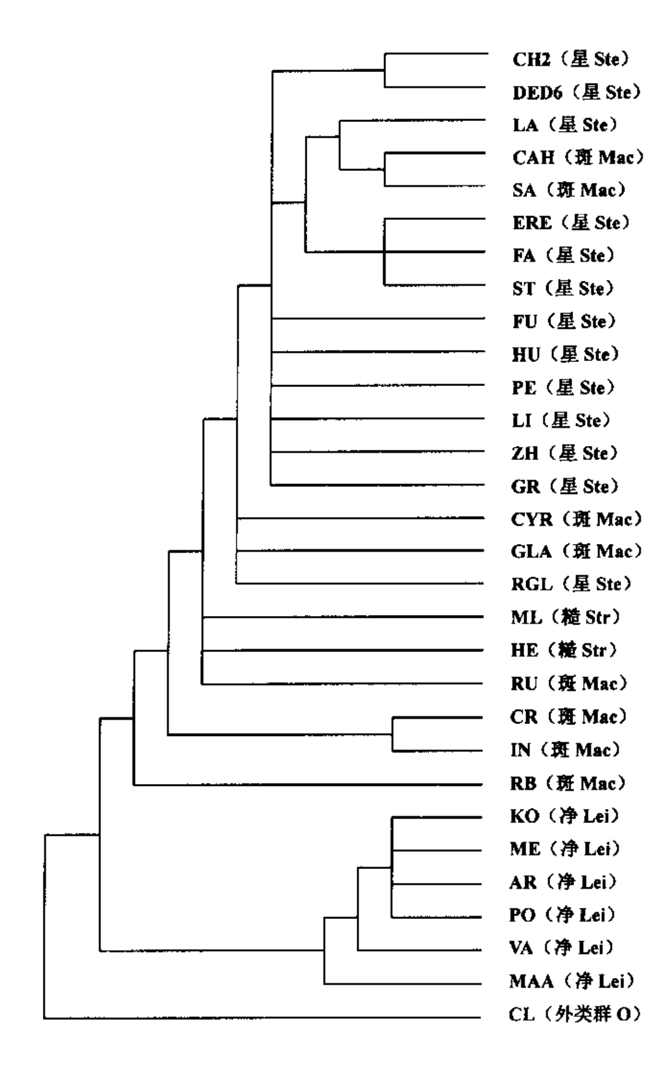


图1 猕猴桃属的严格一致(分支)树(Wagner法) 图中猕猴桃属分类群及外类群的缩写见表1.除外类群外，括号中为现有分类系统中的组别：糙＝糙毛组；净＝净果组；斑＝斑果组；星＝星毛组。数据矩阵见附录。解释见正文。

Fig. 1 Strict consensus phylogenetic tree of *Actinidia* generated using Wagner method Letters represent the abbreviations of taxa (see Table 1). Letters in parenthesis represent the setions or outgroup: Str = sect. *Strigosae*, Lei = sect. *Leiocarpae*, Mac = sect. *Maculatae*, Ste = sect. *Stellatae*, O = Outgroup. The data matrices for this analysis are given in Appendix.

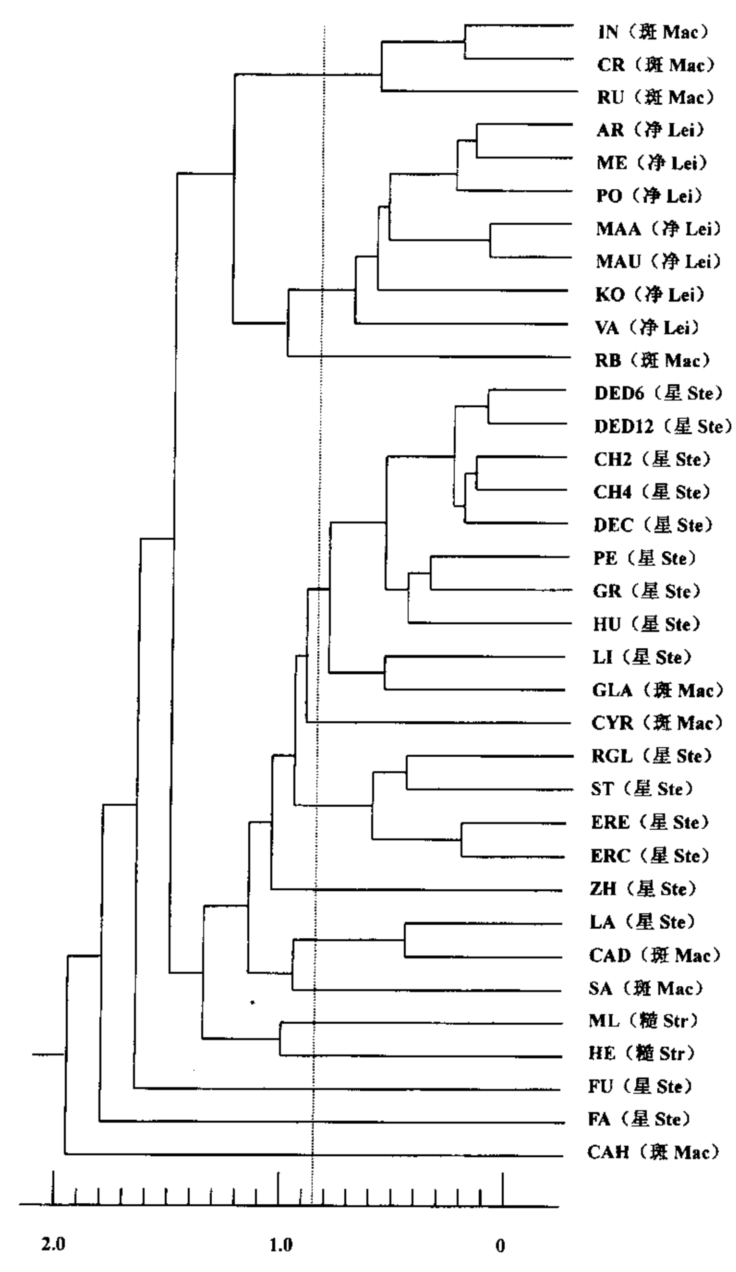


图 2　猕猴桃属的表征树系图（UPGMA 法）　图中猕猴桃属分类群及外类群的缩写见表 1。除外类群外，括号中为现有分类系统中的组别：糙 = 糙毛组；净 = 净果组；斑 = 斑果组；星 = 星毛组。数据矩阵见附录。解释见正文。

Fig. 2　Dendrogram of *Actinidia* generated using UPGMA method　Letters represent the abbreviations of taxa (see Table 1). Letters in parenthesis represent the setions or outgroup: Str = sect. *Strigosae*, Lei = sect. *Leiocarpae*, Mac = sect. *Maculatae*, Ste = sect. *Stellatae*, O = Outgroup. The data matrices for this analysis are given in Appendix.

列直壁毛,.它们的上下表皮毛一致。从叶表皮毛类型来看，该组可能是净果组和星毛组的一个中间过渡类型。

总之，猕猴桃属叶表皮毛微形态结构的类型、大小、分布与存留能在一定程度上反映出物种间的相似性与相异性。其中，一些重要的类型对该属植物间的系统发育和亲缘关系研究具有特殊的意义，亦可作为物种鉴别的证据。然而，由于叶表皮毛的发生与发育容

易受外部环境的影响,因此应注意选择发育良好的成熟毛状体进行微形态特征研究。

3.2 组的划分和若干种的关系

本文基于国产猕猴桃属35个分类群的叶表皮毛微形态特征,对该属进行了分支分析和表征分析。上述两个结果均支持梁畴芬等(1984)系统中关于净果组的划分,但不支持其它3个组。因而,对该属植物的各种性状及其系统学意义进行全面、综合的研究仍是十分必要的。

关于中华猕猴桃和美味猕猴桃间的亲缘关系,熊治廷(1991)根据形态特征和染色体数目,以毛花猕猴桃作为外类群,进行了分支分析。结果认为两者应属同一物种复合体的两个近缘物种。李瑞高等(1996)通过对绿果猕猴桃的形态特征和地理分布的研究,认为它可能是美味猕猴桃和中华猕猴桃的自然杂交后代,且正处于不断分化之中。何子灿等(1998)观察了绿果猕猴桃的染色体数目,认为其四倍性可能是六倍体美味猕猴桃和二倍体中华猕猴桃的自然杂交结果。本项研究中表征分析的结果也反映了中华猕猴桃和美味猕猴桃具有较近的关系,同时支持绿果猕猴桃为美味猕猴桃和中华猕猴桃的自然杂交后代的推测。

关于硬齿猕猴桃的两个变种(京梨猕猴桃 CAH 和异色猕猴桃 CAD)的关系,从分支分析的结果看,由于两者和清风藤猕猴桃(SA)都具有多列直壁毛而构成一个单系类群。然而,两者之间在其他性状上存在着较大差别,特别是京梨猕猴桃为斑果组中唯一具有柱状毛的分类群,在数量性状上也与所有分类群不同,如束毛分枝数可高达30枚,厚壁星状毛的分枝数亦可为30枚以上且成盾状。因而,京梨猕猴桃在表征树系图上处于相当独特的位置,是否能将其独立为种,值得进一步讨论。

此外,进一步的工作将涉及该属和猕猴桃科更多的分类群,对其叶表皮毛微形态特征及其他有关性状进行观测和比较,进而完成更为全面的数量分类分析。

致谢 承蒙中国科学院武汉植物研究所猕猴桃组提供实验材料,郑重、胡鸿钧、蔡起贵和李建强诸位教授提供了有益的建议和讨论,傅登祺、王豫兰同志协助查阅文献资料,谨此一并致以衷心的感谢!

参考文献

An C-H (安争夕), 1975. An introduction to the morphological terms of Cruciferae. Acta Phtotax Sin (植物分类学报), 13(2):114~119

Cui Z-X(崔致学), 1993. *Actinidia* in China (中国猕猴桃). Jinan: Shangdong Sci Tech Press

Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia Univ Press

Dahlgren R, 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nord J Bot, 3:119~150

Dunn S T, 1911. A revision of the genus *Actinidia* Lindl. J Linn Soc Bot, 39:391~410

Fang Y-M (方炎明), Fan Y-W (樊汝汶), 1993. Variation and evolution of leaf trichomes in Chinese Hamamelidaceae. Acta Phtotax Sin (植物分类学报), 31(2):147~150

Farris J S, 1971. Methods for computing Wagner tree. Syst Zool, 19:83~92

Felsenstein J, 1997. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.572c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle

Gilg E, Werdermann E, 1925. Actinidiaceae. In: Engler A & Prantl K eds. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. 2nd rev. Edn. Lepzig: Verlag Wilhelm Engelmann. 21:36~47

Hardin J W, 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. Amer J Bot, 6(5):

576 ~ 585

He Z-C（何子灿），Wang S-M（王圣梅），Huang H-W（黄宏文），Huang H-Q（黄汉全），1998. Study on chromosome numbers of six species and one variety in *Actinidia* Lindl. Wuhan J Bot Res（武汉植物学研究），16(4)：299 ~ 301

Hutchinson J，1969. Evolution and Phylogeny of Flowering Plants. London：Academic Press

Li R-G（李瑞高），Liang M-Y（梁木源），Li J-W（李洁维），Mao S-Z（毛世忠），1996. Studies on the biological characteristic of genus *Actinidia*. Guihaia（广西植物），16(3)：265 ~ 272

Li H L，1952. A taxonomic review of the genus *Actinidia*. J Arnold Arbor，33(1)：1 ~ 61

Liang H-P（梁红平），Jen H-W（任宪威），Liu Y-Q（刘一樵），1990. A study on the morphology of foliar trichomes of evergreen oaks（*Quercus*）in China and its implication in taxonomy. Acta Phytotax Sin（植物分类学报），31(2)：147 ~ 152

Liang C-F（梁畴芬），1975. Classification of *Actinidia chinensis* Planch. Acta Phytotax Sin（植物分类学报），13(4)：32 ~ 35

Liang C-F（梁畴芬），1980. Notes of classification of *Actinidia* in China. Guihaia（广西植物），2(1)：1 ~ 6

Liang C-F（梁畴芬），1982a. New taxa of the genus *Actinidia* Lindl. Guihaia（广西植物），2(1)：1 ~ 6

Liang C-F（梁畴芬），1982b. An addition to the infraspecific taxa of *Actinidia chinensis* Planch. Acta Phytotax Sin（植物分类学报），20(1)：101 ~ 105

Liang C-F（梁畴芬），1983. On the ditribution of *Actinidia*. Guihaia（广西植物），3(4)：229 ~ 248

Liang C-F（梁畴芬），Chen Y-C（陈永昌），Wang Y-S（王育生），1984. Actinidiaceae. In：Fl Rep Pop Sin（中国植物志）. Beijing：Science Press. 49(2)：196 ~ 269

Ma Y-L（马义伦），1987. Studies on Chinese Woodsiaceae. Ⅱ. Phylogeny and speciation. Acta Phtotax Sin（植物分类学报），25(2)：95 ~ 108

Payne W W，1978. Aglossary of plant hair terminology. Brrtonia，30(2)：239 ~ 255

Sneath P H A，Sokal R R，1973. Numerical taxonomy. San Francisco：W H Freeman & Company

Sokal R R，Rohlf F J，1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. Syst Zool，30：309 ~ 325

Takhtajan A，1969. Flowering Plants：Origin and Dispersal. Edinburgh：Oliver and Boyd

Uphof J C T，1962. Plant hair. In：K. Linsbauer ed. Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 4，T.5. Berlin：Gebruder Borntraeger

Xiong Z-T（熊治廷），1991. Studies on the phylogenetic relationship between *Actinidia chinensis* and *A. deliciosa* using cladistic analysis. Guihaia（广西植物），11(1)：36 ~ 39

Xu K-X（徐克学），Li D-Z（李德中），1983. A preliminary research on the numerical classification of the genus *Panax* from China. Acta Phytotax Sin（植物分类学报），21(1)：34 ~ 41

Zhang Z-Y（张芝玉），1987. A study on the pollen morphology of Actinidiaceae and its systematic position. Acta Phytotax Sin（植物分类学报），25(1)：9 ~ 23

Zhong Y（钟扬），Chen J-K（陈家宽），Huang D-S（黄德世），1990. The Methods and Programs of Numerical Taxonomy（数量分类的方法与程序）. Wuhan：Wuhan University Press

Zhong Y（钟扬），Li W（李伟），Huang D-S（黄德世），1994. The Theories and Methods of Cladistics（分支分类的理论与方法）. Beijing：Science Press

图版说明 Explanation of plates

图版Ⅰ 猕猴桃属叶表皮毛照片（Ⅰ） 1.浙江猕猴桃的单细胞毛和二分枝星状毛（×68）。2.狗枣猕猴桃的线形毛（×76）。3 ~ 5.泡状毛 3.山梨猕猴桃（×100）；4.金花猕猴桃（×100）；5.中越猕猴桃（×120）。6.网脉猕猴桃的扭曲毛（×93）。7 ~ 9.单列直壁毛 7.阔叶猕猴桃（×70）；8.京梨猕猴桃（×72）；9.革叶猕猴桃（×58）。10 ~ 12.束状毛 10.漓江猕猴桃的束状毛和星状毛（×120）；11.京梨猕猴桃（×66）；12.绿果猕猴桃（×66）。13 ~ 15.单列曲壁毛 13.秃果毛花猕猴桃（×124）；14.网脉猕猴桃（×54）；15.毛花猕猴桃（×22）。16.清风藤猕猴桃的多列直壁渐尖毛（×84）。

图版Ⅱ 猕猴桃属叶表皮毛照片（Ⅱ） 1.异色猕猴桃的多列直壁渐尖毛（×66）。2 ~ 6.多列曲壁渐尖毛 2.中华猕猴桃（×50）；3.漓江猕猴桃（×80）；4.大花猕猴桃（×80）；5.网脉猕猴桃（×46）；6.美味猕猴桃（×32）。7.美丽猕猴桃的分叉渐尖毛（×17）。8 ~ 9.多列曲壁急尖毛 8.十二倍体美味猕猴桃（×

57);9.四倍体中华猕猴桃(×66)。10.京梨猕猴桃近轴面局部(×57)。11.葛枣猕猴桃远轴面局部(×117)。12~13.渐尖粗毛 12.黄毛猕猴桃(×47);13.美丽猕猴桃(×20)。14.异色猕猴桃的二歧分枝毛局部(×158)。15.美丽猕猴桃的畸形渐尖毛(×51)。16.粉毛猕猴桃的枯萎薄壁星状毛(×37)。

图版Ⅲ 猕猴桃属叶表皮毛照片(Ⅲ) 1~2.粉毛猕猴桃的薄壁星状毛 1.顶面观(×73);2.侧面观示柄(×123)。3~12.厚壁星状毛 3.毛花猕猴桃(×100);4.大花猕猴桃的叠生星状毛(×85);5.异色猕猴桃的莲座毛(×70);6.京梨猕猴桃的盾状星状毛(×87);7.安息香猕猴桃(×52);8.湖北猕猴桃(×59);9.秃果毛花猕猴桃(×71);10.中华猕猴桃(×140);11.阔叶猕猴桃(×124);12.黄毛猕猴桃(×30)。

Plate Ⅰ Photographs of foliar trichomes of *Actinidia* (Ⅰ) 1. Single-cell hairs and stellate hairs in *A. Zhejiangensis* (×68). 2. Uniseriate hairs in *A. Kolomikta*. (×76). 3~5. Bulbous 3. *A. rufa* (×100); 4. *A. chrysantha* (×100); 5. *A. indochinesis* (×120). 6. Twisted hairs in *A. cylindrica* var. *reticulata* (×93). 7~9. Uniseriate straight-walled hairs 7. *A. latifolia* var. *latifolia* (×70); 8. *A. callosa* var. *henryi* (×72); 9. *A. rubricaulis* (×58). 10~12. Fasciate hairs 10. Fasciate hairs and stellate hair in *A. lijiangensis* (×72); 11. *A. callosa* var. *henryi* (×66); 12. *A. deliciosa* var. *chlorocarpa* (×66). 13~15. Uniseriate bent-walled hairs 13. *A. eriantha* var. *calvescens* (×124); 14. *A. cylindrica* var. *reticulata* (×54); 15. *A. eriantha* var. *eriantha* (×22). 16. Straight-walled and gradual-sharpening multiseriate hairs in *A. sabiaefolia* (×84).

Plate Ⅱ Photographs of foliar trichomes of *Actinidia* (Ⅱ) 1. Straight-walled and gradually sharpening multiseriate hairs in *A. callosa* var. *discolor* (×66). 2~6. Bent-walled and gradually sharpening multiseriate hairs 2. *A. chinensis* (×50); 3. *A. lijiangensis* (×80); 4. *A. grandiflora* (×80); 5. *A. cylindrica* var. *reticulata* (×46); 6. *A. deliciosa* var. *deliciosa* (×32). 7. Branching gradually sharpening hairs in *A. melliana* (×17). 8~9. Bent-walled and suddenly sharpening multiseriate hairs 8. *A. deliciosa* var. *deliciosa* (12X) (×57); 9. *A. chinensis* (4X)(×66). 10. Partial adxial surface in *A. callosa* var. *henryi* (×57). 11. Partial abaxial surface in *A. polygama* (×117). 12~13. Gradually sharpening thick hairs 12. *A. fulvicoma* (×47); 13. *A. melliana* (×20). 14. Partial dichotomous hairs in *A. callosa* var. *discolor* (×158). 15. Abnormal gradually sharpening hairs in *A. melliana* (×51). 16. Withering sclerenchyma-stellate hairs in *A. farinosa* (×37).

Plate Ⅲ Photographs of foliar trichomes of *Actinidia* (Ⅲ) 1~2. Sclerenchyma-stellate hairs in *A. farinosa* 1. Front view (×73); 2. Lateral view (the arrow shows the handle)(×123). 3~12. Parenchyma-stellate hairs 3. *A. eriantha* var. *eriantha* (×100); 4. Overlopping-stellate hairs in *A. grandiflora* (×85); 5. Rosulate hairs in *A. callosa* var. *discolor* (×70); 6. Peltate-stellate hairs in *A. callosa* var. *henryi* (×87); 7. *A. styracifolia* (×52); 8. *A. hubeiensis* (×59); 9. *A. eriantha* var. *calvescens* (×71); 10. *A. chinensis* (×140); 11. *A. latifolia* var. *latifolia* (×124); 12. *A. fulvicoma* (×30).

附 录(见第135~136页)

Appendix:(see the page 135~136)

1．分支分析数据矩阵

Original data matrix for cladistic analysis：

VA	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
MAA	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
ME	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
CAH	0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 3 0 1 1
AR	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
PO	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
CYR	0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
RU	0 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
LA	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
LI	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
PE	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 2 0 0 0 1 1 1 1
ERE	0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
GLA	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 2 0 0 0 1 1 1 1
GR	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 2 0 0 0 2 0 1 1
IN	0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
KO	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
FU	0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 1 1
HU	0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
CH2	0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 1 2 0 0 0 1 0 1 1
FA	0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 2 0 1 1 1 0 1 1
RB	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
CR	0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
RGL	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
DED6	0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 1 2 0 0 0 1 0 1 1
ML	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 2 1 0 0 0 0 1 0
SA	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
ST	0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
HE	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
ZH	1 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1
CL	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

2．转换后的二元数据矩阵

Transferred binary data matrix：

VA	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
MAA	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
ME	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
CAH	0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1
AR	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
PO	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
CYR	0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1
RU	0 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
LA	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
LI	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
PE	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1 1
ERE	0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
GLA	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1 1
GR	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 1
IN	0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
KO	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
FU	0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 1
HU	0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
CH2	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
FA	0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1
RB	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
CR	0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
RGL	0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1
DED6	0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
ML	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0
SA	0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
ST	0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
HE	0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
ZH	1 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 1
CL	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

3．表征分析数据矩阵

Original data matrix for phenetic analysis：

VA	0 4 1.1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.35 2 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
MAA	0 5 0.9 0 0 0 0 6 1.5 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.7 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
MAU	0 0 0 0 0 0 0 6 0.95 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1.5 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
ME	0 5 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1.5 3 2 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1
CAH	0 0 0 0 0 0 0 8 3.1 0 0 3 30 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 2.6 1 2 0 0 4 0 0.1 1 30 1 1 0.6 0 1 1 1 1 1 5
CAD	0 0 0 0 0 0 0 6 2.1 0 0 3 0 0 1 1.6 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 12 1 0.7 0.2 0 1 0 0 1 1 4
AR	0 5 1.4 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 3.2 3 2 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2
PO	0 6 0.9 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.9 3 2 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 2
CYR	0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 3.8 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.2 1 4 1 1.8 0.1 0 1 0 1 1 1 3

RU	0 0 0 4 0.8 1 0 0 0 8 2.2 3 0 0 0 0 2 1.5 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 4
LA	0 0 0 0 0 0 0 8 3 0 0 3 5 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.2 2 11 1 1.6 0.3 0 1 1 1 1 1 4
LI	0 0 0 0 0 0 0 0 0 6 1.6 3 6 1 0 0 5 2.5 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.4 2 11 1 1.7 0.3 1 1 1 1 1 1 4
PE	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 3 1 0 0 8 7.2 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 2 1 2.3 0.1 0 1 1 1 1 1 4
ERE	0 0 0 0 0 0 0 0 0 12 9.5 3 4 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 10 2 2.4 0.2 0 1 1 1 1 1 4
ERC	0 0 0 0 0 0 0 0 0 10 10.1 3 4 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 11 1 2.6 0.2 0 1 1 1 1 1 4
GLA	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 4 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.4 1 13 1 2.3 0.4 1 1 1 1 1 1 4
GR	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 7 1 0 0 9 3.7 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.3 1 16 2 1.5 0.3 0 1 1 1 1 1 5
IN	0 0 0 8 1.3 3 0 0 0 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 4
KO	0 7 2.9 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4.2 3 2 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2
FU	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 3 1 0 0 8 11.5 1 0 0 1 1 0 0 0 6 0 2 0 3.2 1 26 1 1.8 0.3 0 1 1 1 1 1 4
HU	0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 0.7 3 6 1 0 0 5 2.2 0 0 0 2 1 0 0 0 0 0 0 0 0.3 2 15 1 1.6 0.2 0 1 1 1 1 1 4
CH2	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 1 0 0 16 8.4 0 1 4 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.3 2 16 2 1.4 0.3 0 1 1 1 1 1 4
CH4	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 1 0 0 18 8 0 1 3.4 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.7 1 24 2 1.5 0.3 0 1 1 1 1 1 4
FA	0 0 0 0 0 0 1 0 0 7 2.9 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 2 1 0.4 2 11 2 1.6 0.2 0 1 1 1 1 1 4
RB	0 0 0 0 0 0 0 6 1 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2
CR	0 0 0 6 0.9 2 0 0 0 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 4
RGL	0 0 0 0 0 0 0 0 0 7 4 3 3 2 0 0 4 9.1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 3 1 2 0.1 0 1 0 1 1 1 4
DED6	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 1 0 0 20 9.1 0 1 4.2 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.6 1 10 2 2.1 0.3 0 1 1 1 1 1 4
DED12	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 1 0 0 20 18.3 0 1 4.3 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.6 1 10 2 2.6 0.3 0 1 1 1 1 1 4
DEC	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 4 1 0 0 16 4.7 0 1 3.5 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.5 1 16 1 2.5 0.3 0 1 1 1 1 1 4
ML	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 20 15.1 0 0 0 1 2 0 0 0 13.2 0 4 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 4
SA	0 0 0 0 0 0 0 8 2.8 0 0 3 0 0 1 0.5 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 14 2 1 0.2 0 1 1 1 1 1 4
ST	0 0 0 0 0 0 0 0 0 8 2.8 3 4 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0.1 1 8 1 1.8 0.2 0 1 0 1 1 1 4
HE	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 20 13.1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 4
ZH	1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 1 0 0 8 6.5 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0.3 1 15 1 1.7 0.3 0 1 1 1 1 1 4

1 2 3 4
5 6 7 8
9 10 11 12
13 14 15 16

See explanation at the end of text

1 2 3 4
5 6 7 8
9 10 11 12
13 14 15 16

See explanation at the end of text

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

See explanation at the end of text